



Fakultet for anvendt økologi, landbruksfag og bioteknologi
Institutt for skog- og utmarksfag
Avdeling Evenstad

Øyvind Lønnebotn

Bacheloroppgave 2020.

Synkronitet mellom to smånagerbestander.

Synchrony between two vole populations.

Bachelor utmarksforvaltning

2020

Samtykker til tilgjengeliggjøring i digitalt arkiv Brage

JA ☒ NEI ☐

Forord

Denne oppgaven avslutter mitt 3-årige studieløp med bachelor i utmarksforvaltning ved Høgskolen i Innlandet, fakultet for anvendt økologi, landbruksfag og bioteknologi, institutt for skog- og utmarksfag avdeling Evenstad. Oppgaven har vært tidkrevende, men veldig lærerik og spennende.

Jeg vil rette en stor takk til faglig veileder Magne Neby for god hjelp, gode innspill og ikke minst for de raske tilbakemeldingene på alle mine forespørsler.

Evenstad 30. mai 2020.



Øyvind Lønnebotn

Sammendrag

En 3-5-årig syklus i smånagertettheter er et karakteristisk økologisk fenomen i boreale- og arktiske områder i Fennoskandia, og er godt dokumentert for flere arter. Det er utformet mange hypoteser som forklarer syklisk populasjonsdynamikk, og det er de senere år oppstått en viss enighet om at flere faktorer må virke samtidig for å drive en slik syklusitet.

En fjellmarkmuspopulasjon, og en klatremuspopulasjon ble overvåket på månedlig basis fra mai 2018 til april 2019. Ved å sammenligne populasjonsstørrelse og overlevelse mellom de to artene, vil jeg forsøke å svare på om fjellmarkmus og klatremus er synkronisert i nedgangsfasen av en smånagersyklus? Jeg ønsket å teste hypotesen om at økt konkurranse i oppgangsfasen kombinert med en økende grav av predasjon driver smånagerpopulasjoner gjennom krasj-fasen og inn i bunnfasen av smånagersyklusen. Siden fjellmarkmus trolig er foretrukket byttedyr over klatremus vil jeg teste en prediksjon til denne hypotesen: Fjellmarkmuspopulasjonen krasjer før klatremuspopulasjonen.

Begge populasjonene hadde en tydelig nedgang i populasjonsstørrelse og overlevelsesrate. Fjellmarkmuspopulasjonen nådde bunnivået tre måneder før klatremuspopulasjonen. Dette støtter hypotesen om at det er en kombinasjon av næringsbegrensning og predasjon som driver smånagersyklusene. Fra toppfasen til krasjet i populasjonsdynamikken vil matmangel påvirke reproduksjonen negativt, mens dødeligheten i nedgangsfasen skyldes predasjon.

Abstract

A 3- to 5-year cycle of vole abundances is a characteristic phenomenon in boreal and arctic Fennoscandia, and is well described for several species. Several hypothesis have been published on the causes of these cycles, reaching no consensus. There seem to be some agreement that several factors working simultaneously, is needed to drive the cyclicity in vole populations.

One population of tundra voles *Microtus oeconomus*, and one population of bank voles *Myodes glareolus* was monitored on a monthly basis from May 2018 through April 2019. Comparing population size and survival between the two species, I will try to give an answer if tundra voles and bank voles are synchronized in the decline phase of the cycle. I tested the hypothesis that competition in the increase phase, combined with increasing predation, drives vole-populations through the crash phase and into the low phase of the cycle. I test a prediction to the hypothesis: The tundra vole population will crash before the bank vole population.

Both populations experienced a considerable decline in both population size and survival. The tundra vole population reached the low phase three months prior to the bank vole population. This supports the hypothesis that the combined effects of competition and predation drives the cyclicity in vole populations. During the increase phase, shortage of food affects reproduction negatively, whilst increased mortality in the crash phase is due to predation.

Innhold

FORORD	3
SAMMENDRAG.....	4
ABSTRACT.....	5
1. INNLEDNING	7
1.1 BAKGRUNN.	7
1.2 POPULASJONSDYNAMIKK.	8
1.3 HYPOTESER SOM FORKLARER SMÅGNAGERSVINGNINGENE.	9
1.4 SYNKRONITET.	11
1.5 PROBLEMSTILLING OG HYPOTESE.....	12
2. MATERIAL OG METODE.	13
2.1 STUDIEOMRÅDE.	13
2.2 STUDIEARTER.....	15
2.3 FANGSTPROSEDYRE.....	16
2.4 DATAANALYSER.....	17
2.4.1 Minimum levende individer (MLI).	17
2.4.2 Overlevelse.....	18
3. RESULTATER	19
3.1 POPULASJONSSTØRRELSE (MLI)	19
3.2 OVERLEVELSE.....	20
4. DISKUSJON	22
4.1 KONKLUSJON.	25
5. REFERANSELISTE.	26

1. Innledning

1.1 Bakgrunn.

I middelalderen trodde man at lemen *Lemmus lemmus* regnet ned fra himmelen. Den svenske biskopen og naturhistorikeren Olaus Magnus illustrerte et slikt lemen-regn i et tresnitt i verket "Historia de gentibus septentrionalibus" i 1555. Hundre år senere gav den danske naturforskeren Ole Worm en "vitenskapelig" forklaring på hvordan lemen ble til i skyene (Lee & Østbye, 2018). Kunnskapen vår om masseforekomster av smånagere har økt betraktelig siden den gang, men forklaringen på fenomenet står fremdeles som en sentral teoretisk utfordring innen populasjonsøkologi (Hansen et al., 1999).

Robert Collet (1912) er den første som beskriver smånagersvingningene i Norge mer detaljert. I boken "Norske Pattedyr" beskriver han hvordan smånagere "et par ganger hvert tiår" opptrer i store mengder, over store områder, for deretter å forsvinne. Collett beskriver også hvordan bestander av både rovdyr og småvilt virker til å svinge i takt med smånagerbestandene.

Det var først i 1924 at disse tilbakevendende hendelsene hvert 3.- 4. år, ble presentert vitenskapelig som en syklus av den britiske biologen og zoologen, Charles S. Elton. Med bakgrunn i data fra Collett, viser Elton et tydelig mønster i bestandssvingningene hos lemen og andre smånagerarter over store deler av Norge; på fjellet, i skogen, ved lyngheiene og på gresslettene (Elton, 1924).

En syklus defineres som et fast mønster av periodiske svingninger i populasjonsstørrelse med veldig liten variasjon i perioden mellom toppårene. Syklusen kan deles inn i fire faser; økningsfase, toppfase, krasjefase og bunnfase (Myers & Krebs, 1974). Forskere har opparbeidet en god forståelse for strukturen bak smånagersvingningene, men man vet fremdeles ikke hvorfor svingningene oppstår (Stenseth, 1999).

En 3-5-årig syklus i smånagertettheter er et karakteristisk økologisk fenomen i boreale- og arktiske områder i Fennoskandia, og er godt dokumentert for flere arter (Huitu et al. 2004). Variasjonen i tid mellom bestandstoppene virker å skyldes en kombinasjonen av beliggenhet og snøforhold med sykliske populasjoner fra omtrent 60 grader nord og oppover. I nordlige- og høyereliggende strøk, er det gjerne 5 år mellom bestandstoppene. Syklusens amplitude

(forskjellen mellom topp- og bunnivå), følger også denne breddegradsgradienten (Hansson & Henttonen, 1985).

1.2 Populasjonsdynamikk.

En populasjon er en gruppe individer av samme art som lever sammen på et definert område på samme tid. En populasjon kan deles romlig i mindre subpopulasjoner. Individene i populasjonen utnytter de samme ressursene og populasjonsveksten kan således ikke fortsette i det uendelige innenfor dette området. En populasjon har egenskaper som er forskjellig fra individene som danner populasjonen og populasjonsdynamikken sier noe om endringer i populasjonen over tid. Denne dynamikken bestemmes av fødsler og dødsfall, samt inn- og utvandring av individer. Populasjonsstørrelsen forteller oss hvor mange individer populasjonen består av, men det er tettheten av individer som er vesentlig.

Populasjonstettheten angis som antall individer per areal ved et gitt tidspunkt (Campbell & Reece, 2005). Populasjonstettheten til smågnagerne er sesongavhengig og varierer ofte fra år til år i samme område. Endringer i populasjonstetthet påvirker både fødsels- og dødsraten (Glorvigen et al. 2013).

Faktorene som virker på dynamikken i sykliske smågnagerpopulasjoner kan deles inn i indre (intrinsiske) og ytre (ekstrinsiske) faktorer. Indre faktorer som sosial- og territoriell atferd, samt fysiologiske egenskaper som smågnagernes evne til å tilpasse kroppsstørrelsen før vinterhalvåret, ansees å ha innvirkning på populasjonsdynamikken. Ytre faktorer som påvirker er predasjon og mattilgang (Andreassen et al., 2013).

Populasjonsdynamikken påvirkes også tetthetsuavhengige faktorer, som virker likt uavhengig av populasjonstettheten i populasjonen. Dette er faktorer som tørke, frost og snømengder. Ugunstige værforhold vil kunne påvirke populasjoner av smågnagere gjennom økt dødelighet, mens gunstige værforhold vil kunne påvirke populasjonene positivt ved å bidra til økt overlevelse og reproduksjon (Krebs et al., 2002). Faktorer som virker ulikt ved lave og høye tettheter kalles tetthetsavhengige faktorer. Tetthetsavhengige faktorer vil ha en sterkere negativ innvirkning dess høyere tettheten av smågnagere er.

Under oppgangsfasen av en smågnagersyklus er det lav populasjonstetthet av smågnagere og alt ligger til rette for populasjonsvekst. Det er lite sykdom og parasittisme og konkurransen om ressurser som mat og gjemmesteder er liten. Det er i tillegg færre rovdyr enn i

nedgangsfasen, så predasjonsrisikoen er lav (Korpimäki & Norrdahl, 2004). Etterhvert som populasjonstettheten øker og populasjonen når toppfasen i syklusen, vil økt predasjon, økt konkurranse om mat og gjemmesteder, samt økt sykdom og parasittisme påvirke populasjonsveksten negativt (Andreassen et al., 2013).

Reproduksjonsratene påvirkes negativt fordi unge individer kjønnsmodnes senere som et resultat av mindre mat og lite plass. Det er fortsatt lite spredning av individer, som er gunstig for overlevelsen da spredning gjør individene mer utsatt for predasjon og infanticid.

Krasjfasen kjennetegnes av en kraftig tilbakegang i populasjonstetthet. Lav rekruttering og lav overlevelse kjennetegner denne fasen. Høyere predasjonstrykk, økt spredning av individer og endringer i smågnagernes atferd er faktorer som påvirker populasjonsdynamikken i denne fasen av syklusen (Andreassen et al., 2013).

1.3 Hypoteser som forklarer smågnagersvingningene.

Det er utformet mange hypoteser som forklarer syklisk populasjonsdynamikk. Jeg presenterer her to ulike hypoteser om næringstilgang og en hypotese om predasjon som driver av smågnagersyklusene.

I oppgangsfasen av en smågnagersyklus, vil den økende tettheten av individer føre til et høyere beitetrykk på ressursene i området. Ifølge beite-indusert planteforsvar hypotesen (Seldal et al., 1994), påvirker beiting plantenes produksjon av forsvarsstoffer (f.eks. protease inhibitorer eller silica). Slike forsvarsstoffer blokkerer fordøyelsesprosessen hos insekter og herbivore dyr og er en del av plantenes forsvarsstrategi. I oppgangsfasen av en smågnagersyklus, vil den økende tettheten av individer føre til et høyere beitetrykk på ressursene i området. Som et resultat av det økende beitetrykket vil plantene øke produksjonen av forsvarsstoffer og bidra til at populasjonsveksten opphører. Det er altså smågnagerne selv som driver sin egen syklus gjennom endringer i populasjonstetthet. Ifølge mast-depression-hypotesen (Selås, 1997) er det plantens naturlige variasjoner i produksjon av forsvarsstoffer som genererer smågnagersyklusene. Frø og bær produseres på bekostning av kjemisk forsvar mot planteetere, og i år med høy frø- og bærproduksjon har plantene lite overskudd til å produsere forsvarsstoffer. Som et resultat av dette, forbedres næringskvaliteten i vegetasjonen. Dette fører således til økt kondisjon og reproduksjon hos

smågnagerne. Toppår for smågnagere vil derfor komme et år etter toppår for frø- og bærproduksjon, da det er plantenes naturlige vekstrytme som genererer smågnagersyklusene.

I løpet av en smågnagersyklus vil antallet predatorer i et gitt område øke i oppgangsfasen for deretter å minke i krasj- og bunnfasen. God tilgang på byttedyr i oppgangsfasen tilrettelegger for vekst i predator bestandene gjennom økt overlevelse og reproduksjon. Det motsatte skjer ved lave byttedyrtettheter, overlevelse og reproduksjon avtar og predatorene blir færre. Disse endringene i antall er predatorens numeriske respons på byttedyrtettheten (Holling, 1959). Spesialistpredatorer som snømus *Mustela nivalis* og ulike arter av rovfugl, svarer med en forsinket numerisk effekt på en økende smågnagerbestand. Smågnagerspesialistene jakter smågnagere uavhengig av byttedyrtetthet, og vil således vokse i takt med økende smågnagertettheter. Generalistpredatorer svarer med en funksjonell respons, et diettskifte, ved økende smågnagertettheter (Erlinge, 1987).

Predatorenes funksjonelle respons innebærer at det drepes flere byttedyr ved høy byttedyrtetthet enn ved lav byttedyrtetthet, da det brukes mindre søke- og håndteringstid pr. bytte. For generalist predatorer som rødrev *Vulpes vulpes*, mår *Martes martes* og røyskatt *Mustela erminea* innebærer dette at de på et tidspunkt gjør et diettskifte. Generalistene har en bred næringsnisje og ved lave smågnagertettheter utnytter de andre ressurser, da søketiden etter smågnagere blir for høy i forhold til gevinsten. Når smågnagertetthetene når et visst nivå, vil søketiden pr. byttedyr gå ned og de slår de over på smågnagerdiett. I syklusens toppfase vil dette økte predasjonstrykket fra generalistpredatorene bidra til at spesialistpredatorene "innhenter" smågnagerbestandene i antall, en forutsetning for at smågnagerbestandene kan drives tilbake til få individer (Hjeljord, 2008).

Teoretiske predator-byttedyr interaksjoner som forklaring på hva som driver smågnagersyklusene, ansees nå for å være utdatert (Krebs, 2013). Det er de senere år oppstått en viss enighet om at flere faktorer må virke samtidig for å drive en slik syklisitet. Ifølge Korpimäki et al. (2004), er det en kombinasjon av predasjon og næringsbegrensning som driver smågnagersyklusene. Under oppgangsfasen vil matmangel påvirke reproduksjonen negativt, mens dødeligheten i nedgangsfasen skyldes predasjon.

1.4 Synkronitet.

Et kjennetegn ved populasjonstoppene er hvordan de virker å inntreffe samtidig over større eller mindre områder. En slik romlig synkronitet er godt beskrevet for en rekke arter smågnagere i nordlige deler av Fennoskandia (Steen, et al., 1996). Dette gjelder også interspesifikk synkronitet mellom samlevende (sympatriske) arter i samme geografiske område (Krebs, 2013). Omfanget av synkroniteten kan fortelle oss noe om hvilke prosesser som driver populasjonsdynamikken i større eller mindre områder (Steen et al., 1996). Synkronitet er ikke lett å studere. Ifølge Krebs (2013), er man avhengig av tidsserier som strekker seg over minimum 20 år for å kunne bruke statistiske metoder til å påvise fenomenet hos smågnagere. Det er tre hoved-hypoteser til synkronisering av populasjoner: Individenes evne til å spre seg, effekten av nomadiske predatorer og regionale forstyrrelser.

Individens evne til å spre seg og etablere seg i et nytt habitat, er en viktig prosess for sykliske arter. For disse artene vil det, etter at populasjonen har krasjet, være ledig habitat over større eller mindre områder (Glorvigen et al., 2012). Steen et al. (1996) fant at spredning virket som en synkroniserende faktor mellom populasjoner av klatremus over en avstand opptil 80 km. Graden av synkronitet minsket med økende avstand mellom populasjonene. Spredning som en synkroniserende faktor anses kun å ha en effekt over mindre geografiske områder.

Predatorer kan deles i to grupper: Stedfaste- og nomadiske predatorer. Det er de nomadiske som ansees å ha en synkroniserende effekt på bestander av smågnagere. Mange rovfugl-arter er avhengig av god tilgang på smågnagere for å oppnå hekkesuksess, og søker over store områder etter smågnagerpopulasjoner med høye tettheter for å oppnå dette. Ved å søke til de områdene med som til enhver tid har de høyeste tetthetene av byttedyr, vil dette ha en synkroniserende effekt på smågnagerpopulasjonene (Ims & Andreassen, 2000).

Regionale forstyrrelser er miljømessige variasjoner som påvirker populasjonsdynamikken hos en eller flere arter.. Endringer i vær og tilfeldige hendelser (stokastisitet) er forstyrrelser som kan virke over større områder. Krebs et al. (2002) fant at været, og dets påvirkning på vegetasjonen, var den viktigste synkroniserende faktoren mellom arktiske smågnagerpopulasjoner.

1.5 Problemstilling og hypotese.

Ved å studere populasjonsdynamikken hos fjellmarkmus *Microtus oeconomus* og klatremus *Myodes glareolus* parallelt, håper jeg å finne ut mer om hvilke mekanismer som driver bestandssvingningene for de to artene. Det er tidligere vist at samlevende populasjoner av fjellmarkmus og klatremus når toppfasen samme år. men at fjellmarkmusene fortrenger klatremusene og når toppen noen måneder tidligere. Økt intra-spesifikk tetthetsavhengig konkurranse kombinert med en stadig økende grad av predasjon, driver så fjellmarkmusene gjennom krasj-fasen og inn i bunnfasen av smågnagersyklusen (Huitu et al., 2004).

Jeg deltok i overvåkingen av smågnagersamfunnet på Evenstad over ett år.

Ved å sammenligne populasjonsstørrelse og overlevelse mellom de to artene, vil jeg forsøke å svare på om fjellmarkmus og klatremus er synkronisert i nedgangsfasen av en smågnagersyklus? Med bakgrunn i Huitu et al. (2004) sine funn, samt mine egne observasjoner i felt, ønsker jeg å teste en prediksjon til denne hypotesen: Fjellmarkmuspopulasjonen krasjer før klatremuspopulasjonen.

2. Material og metode.

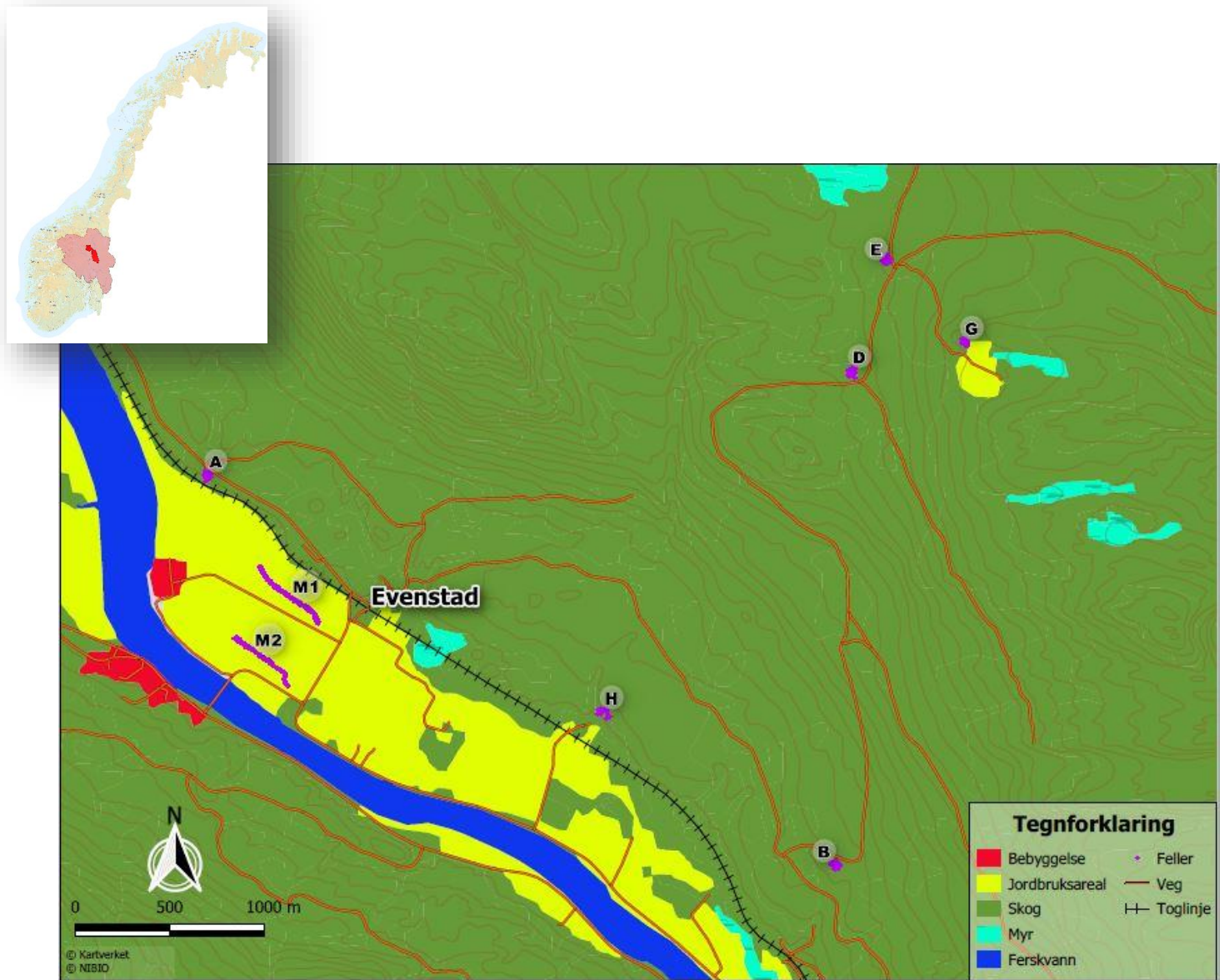
2.1 Studieområde.

Studien er gjort ved Evenstad i Stor-Elvdal kommune, Innlandet, Sør-Øst-Norge (61°25' N 11°06' Ø) fra og med mai 2018 til og med april 2019. Studieområdet ligger i yttergrensen av det boreale barskogbeltet, dominert av granskog med jordbruksarealer nært til Glomma. Området har et typisk kontinentalt klima med moderat nedbør, lav luftfuktighet, varme somre og kalde vintre.

Fellene ble plassert i to ulike habitat. Felleplasseringen i Evenstadlia er i typisk skog-habitat med gran *Picea abies* og furu *Pinus sylvestris* i tresjiktet. Blåbær *Vaccinium myrtillus* dominerer i feltsjiktet, moser og lav i bunnsjiktet. Det er totalt 6 stasjoner. Hver stasjon er omtrent 60 x 60 meter, med 16 feller plassert i et kryss-system med 15 meters avstand som utgangspunkt (Ehrich, Yoccoz, & Ims, 2009). Stasjonene ligger fra 700 moh. (stasjon G) til 260 moh. (stasjon A). Se figur 1 for oversikt over felleplasseringene.

Den andre felleplasseringen var plassert på jordene ved Evenstad, i kantvegetasjonen til oppdyrket mark, langs dreneringsgrøfter. Det ble plassert ut totalt 108 feller, fordelt på 2 stasjoner, se M1 og M2 på figur 1. For å dekke et større område, ble fellene plassert ut med 15 meters avstand.

Jeg har definert hver fellestasjon som subpopulasjoner som tilsammen utgjør to populasjoner av smånagere; fjellmarkmuspopulasjonen og klatremuspopulasjonen.



Figur 1. Kart over studieområdet med felle-stasjonene merket med bokstaver. Studieområdets beliggenhet i Norge er markert i hhv. rosa (Innlandet fylke) og rødt (Stor-Elvdal kommune) oppe i venstre hjørne.

2.2 Studiearter.

Fjellmarkmus og klatremus er begge korthalemus *Arvicolina* i hamsterfamilien *Cricetidae*. Begge artene er vanlige i Fennoscandia, og populasjonene fremviser i store deler av Fennoscandia sykliske bestandssvingninger med bestandstopper hvert 3.- 4. år.

Fjellmarkmusen er brun på oversiden, fargen varierer fra mørkbrun til blekbrun. Buken er grå eller gråbrun. Halen er også mørk oppå og lys under, vanligvis med et tydelig skille. Kroppslengde inntil 15 cm, hale 6 cm (cirka en tredjedel av kroppslengden) og vekt 80 (105) g. Hannen er noe større enn hunnen (Frafjord, 2018).

Klatremusen er tydelig rødbrun på ryggen, nærmest rustrød. Denne fargen strekker seg nedover kroppssidene, med en utydelig grå overgangssone mot buken. Buken er lysere grå eller grålig. Ørene er runde og godt synlige fordi de stikker tydelig ut av pelsen. Snuten er ganske spiss. Halen er lengre enn hos fjellmarkmusen, ca. halvparten av kroppslengden. Kroppslengde inntil 14 cm, halelengde 7 cm og vekt 30 g. Det er liten forskjell mellom kjønnene, men størrelsen varierer geografisk (Frafjord, 2019).

Det er stor forskjell mellom artene i både diett- og preferert habitat. Fjellmarkmusens diett består i all hovedsak av urter, gress og andre gresslignende arter (Soininen et al., 2013). Den er en habitat-spesialist som foretrekker åpne områder med fuktig gress-landskap, langs elvebredder, bekker, og jordbruks-områder (Wegge & Rolstad, 2018).

Klatremusen regnes som en generalist, med en vesentlig bredere diett som består av frø, skjeggglav, urte- og lyngplanter. Den er også beskrevet at de kan spise noe insekter og andre leddyr. (Soininen et al., 2013). Klatremusen lever i en rekke habitater. Litt eldre granskog som har såpass med lys at det kan vokse lyng og urter på bakken, er nok hovedhabitatet (Wegge & Rolstad, 2018).

2.3 Fangstprosedyre.

For å fange smågnagere, ble det brukt Ugglan Special Nr. 3. (Grahnbab, Gnosjö, Sverige.) Dette er feller som fanger mus levende og som kan fange mer enn ett dyr om gangen. I fellene ble det lagt gulrot og havregryn som åte. Fellene ble plassert i områder hvor det tidligere er blitt fanget mus. Fangsten var en del av en lengre tidsserie på et etablert studieområde.

Hver fangstperiode startet med aktivering av fellene om kvelden dag 1. Dag 2 og dag 3 ble fellene kontrollert morgen og kveld. Om morgenen dag 4 ble fellene kontrollert, rengjort, deaktivert og satt tilbake på plass. Mellom hver fangstperiode ble fellene stående i deaktivert (åpen) tilstand. Dette fordi musene kan bruke fellene som en del av sitt løype-nettverk og for å minimere fremmed lukt og dermed øke fangbarheten.

I vinterhalvåret ble hver felle tildekket med en plastboks med lokk for å hindre nedsnøing. Det ble brukt plastbokser med bunnen fjernet for at musene fortsatt skulle ha adkomst til fellene. Boksene ble festet til en bambuspinne med ståltråd for ikke å blåse bort i kraftig vind. I kombinasjon med merkebånd gjorde bambuspinnen det også lettere å finne igjen fellene i snø og vind.

Mus som ble fanget ble individuelt merket med passive sporingsenheter (1,25x7mm ID-100VB Nano Transponder, Trovan), veid til nærmeste gram, kjønnsbestemt og kontrollert for reproduktiv status. Kjønn- og aldersbestemmelse ble gjort ved å studere faste kjennetegn:

- a) Avstanden mellom penis og anus er større hos hanner enn avstanden mellom klitoris og anus hos hunner.
- b) Hannene har også hårvekst i dette området, i motsetning til hunnene.
- c) Voksne hanner har synlige testikler, samt at de kan ha en utpreget trekant-form på bakkroppen ut til haleroten.
- d) Voksne hunner har en rød prikk / åpning (vagina / penetreringsmerke) i det hårløse området. De har utviklet brystvorter, men de kan være vanskelig å oppdage. Ammende individer har derimot godt synlige brystvorter.

Hanner ble kategorisert som juvenil eller voksen, mens hunner ble kategorisert som juvenil, voksen ikke-ammende eller voksen ammende.

Eventuelle angrep av parasitter ble også registrert. Jeg registrerte kun parasitter som var synlige med det blotte øyet; lopper som hoppet over på hanskene under håndteringen av musene eller flått på selve dyret. For å lese av sporingsenhetene, ble det brukt en LID-560 Pocket Reader (Trovan). Alle data ble registrert i felt og lagt inn digitalt i Kobo collect (Kobo collect, 2019).

2.4 Dataanalyser.

Alle data registrert i felt samlet jeg i et rådataark i Microsoft Excel (2016). For klatremus har jeg brukt data fra A, B, D, E, G og H. For fjellmarkmus har jeg brukt data fra M1 og M2.

2.4.1 Minimum levende individer (MLI).

Minimum levende individer (MLI), er en utbredt metode for å estimere populasjonsstørrelse i studier med merking og gjenfangst av dyr. Det er det totale antallet unike individer observert som danner grunnlaget for denne indeksen. En forutsetning er at dersom et individ blir fanget og merket i fangstrunde nummer 1, for deretter å bli fanget igjen i fangstrunde nummer 5, så må dette dyret ha vært i live også under fangstrunde 2, 3 og 4 (Krebs, 1966). I resultatene mine viser jeg gjennomsnittet av MNI for populasjonene av fjellmarkmus og klatremus. For fjellmarkmus er MNI gjennomsnittet av 50 feller, mens det for klatremus er gjennomsnittet for 16 feller. Jeg kunne brukt gjennomsnitt pr. felle, men da blir tallet veldig lavt

2.4.2 Overlevelse.

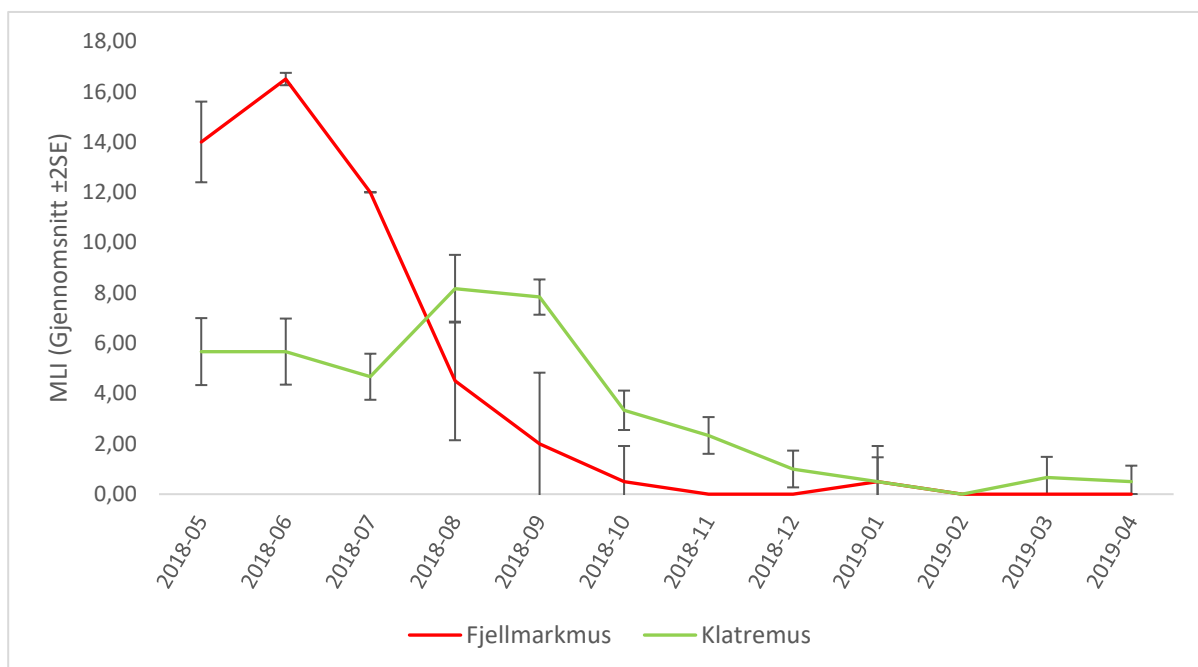
For å beregne overlevelse for artene brukte jeg programmet MARK (White & Burnham, 1999). Fangstdata ble tilpasset programmet sitt krav til struktur og filtype og lastet inn i programmet.

3. Resultater

3.1 Populasjonsstørrelse (MLI)

Tidsrommet for studien er gjort i nedgangs- og krasjfasen for begge arter.

Det ble fanget totalt 242 unike individer i tidsrommet mai 2018 til april 2019. Alle fjellmarkmus ($n = 81$) ble fanget på M1 og M2, mens klatremus ($n = 161$) ble fanget i skog-gridsene. Fjellmarkmuspopulasjonene opplevde en jevn nedgang frem til de krasjet i 2018. Klatremuspopulasjonene opplevde en liten oppgang på sensommeren 2018, men hadde deretter en jevn nedgang frem til de krasjet i februar 2019 (Figur 2).



Figur 2. Minimum levende individer (gjennomsnitt $\pm 2SE$) for fjellmarkmus ($n = 81$) fanget på M1 og M2 og for klatremus ($n = 161$) fanget på A, B, D, E, G og H i perioden mai 2018 til april 2019.

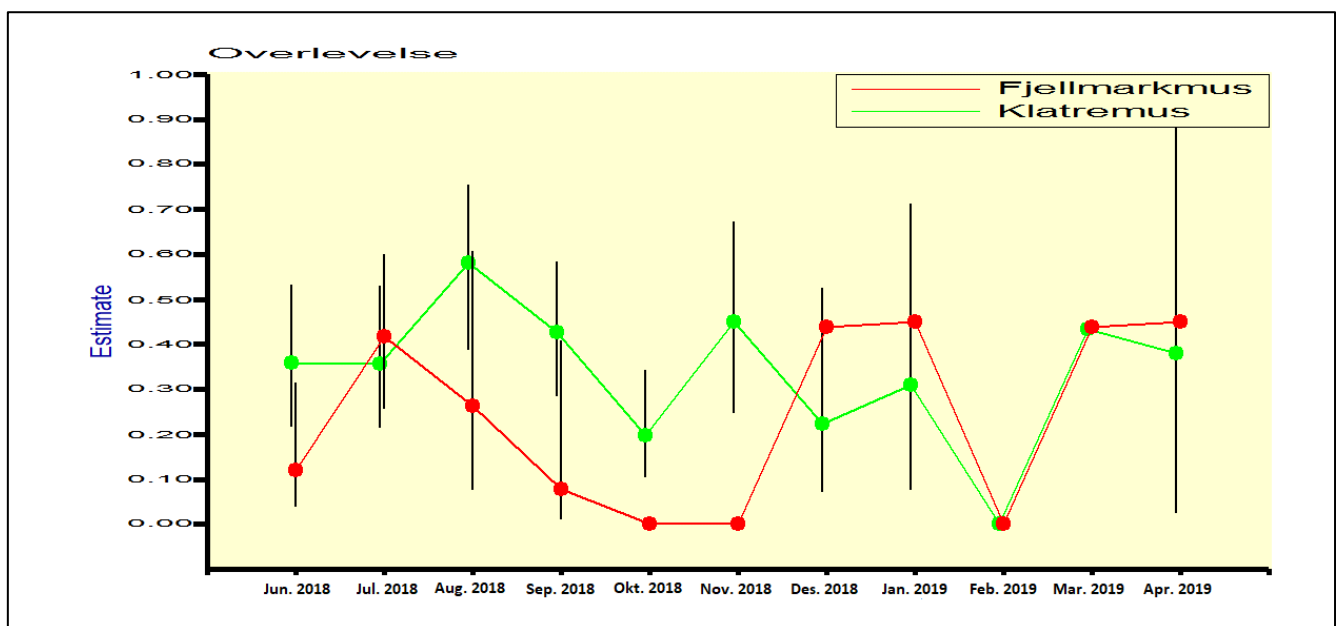
3.2 Overlevelse.

Fjellmarkmuspopulasjonen ($n = 81$) hadde den høyeste overlevelseshraten i juli 2018, deretter sank overlevelsen frem til oktober 2018, da estimert overlevelse er 0.

De estimerte ratene i modellen etter dette bærer preg av mangel på data. Populasjonen hadde nådd bunnfasen og ingen dyr ble fanget. (Figur 3, tabell 1).

Klatremusepopulasjonen ($n = 161$) opplevde en økning i estimert overlevelse da overlevelsen for fjellmarkmusene begynte å synke. Etter dette hadde klatremusepopulasjonen den høyeste overlevelsen frem til februar 2019, da estimert overlevelse er 0.

De estimerte ratene i modellen etter dette bærer preg av mangel på data. Populasjonen hadde nådd bunnfasen og ingen dyr ble fanget. (Figur 3, tabell 1).



Figur 3. Estimert overlevelse for fjellmarkmus ($n = 81$) og klatremus ($n = 161$) i perioden juni 2018 til april 2019.

Tabell 1. Modellseleksjon for overlevelsesrater for fjellmarkmus og klatremus i perioden mai 2018 til april 2019. Jeg har brukt robust design-modell med Huggins parameterisering. Den valgte modellen {No movement + $p=c$ }, forutsetter ingen bevegelse av individer mellom de ulike fangststasjonene mellom fangstperiodene og at sjansen for første gangs fangst er like stor som sjansen for gjenfangst.

Model	npar	AICc	Δ AICc	AICc Weight	Deviance
{No movement + $p=c$ }	105	2597,73	0,00	1,00	1935,46
{ $p=c$ + $g1=g2$ }	115	2611,54	13,81	0,00	1920,63
{Random movement + $p=c$ + $g1=g2$ }	115	2611,54	13,81	0,00	1920,63
{Random movement + $p=c$ }	121	2618,05	20,31	0,00	1909,45
{ $p=c$ + survival "stacked"}	123	2626,14	28,40	0,00	1911,56
{No movement}	160	2666,52	68,78	0,00	1832,88

4. Diskusjon

Fjellmarkmus- og klatremuspopulasjonen ble overvåket på månedlig basis i et år og på denne skalaen er ikke populasjonene synkrone. Begge populasjonene hadde en tydelig nedgang i populasjonsstørrelse og overlevelsesrate, men fjellmarkmuspopulasjonen lå tre måneder forut klatremusene. Tilsvarende nådde også fjellmarkmuspopulasjonen bunnivået tre måneder før klatremuspopulasjonen. Dette samsvarer med min hypotese og kan forklares med at fjellmarkmuspopulasjonen er mest og først utsatt for predasjon.

Den lave overlevelsen for fjellmarkmusene i juni 2018 skyldes at deler av studieområdet ble rammet av vårflommen det året, og er sannsynligvis ikke representativ. Overlevelsesratene er heller ikke pålitelige ved lave populasjonstettheter. Dette gjelder overlevelsesratene fra oktober 2018 og ut studiet for fjellmarkmus og fra februar 2019 og ut studiet for klatremus.

Da studiet mitt startet, hadde smågnagerpopulasjonene vært gjennom toppfasen av syklusen sommeren året før, altså i 2017 (Andreassen et al. 2020). Populasjonene synes altså å være synkrone på en årlig skala. Det er tidligere vist at fjellmarkmus og klatremus når toppfasen samme år, men at fjellmarkmusene når toppen noen måneder tidligere. Fjellmarkmus er overlegen i konkurranse med klatremus og påvirker vekstraten i klatremuspopulasjoner negativt i oppgangsfasen av en syklus (Huitu et al. 2004).

Høyt beitetrykk på smågnagernes foretrukne planter er en mulig grunn til at populasjonen krasjet da økende beitetrykk kan ha påvirket plantenes produksjon av forsvarsstoffer og således bidratt til at populasjonsveksten opphørte (Seldal et al., 1994). Dette forutsetter i så fall at fjellmarkmusenes foretrukne matplanter igangsetter forsvaret før klatremuspopulasjonens matplanter. Det er motstridende støtte for denne muligheten i litteraturen. Planter har utvilsomt evolvert forsvar mot herbivorer og det er sannsynlig at planter sitt forsvar kan bli påvirket av skader fra herbivorer (Green & Ryan, 1972), men om herbivorerers populasjonsdynamikk blir påvirket av plantenes igangsatte forsvar er fortsatt usikkert (Bergeron & Jodoin, 1993).

For klatremuspopulasjonen kan gruppering av individer gjennom vinteren ha påvirket overlevelsen. Det er vist at grupperinger av klatremus kan overvintre i områder med høy næringstilgang og føre til potensielt høy overlevelse (Andreassen et al., 2020). Kjønnsmodne klatremus-hunner er territorielle og legger beslag på områder for å oppnå reproduktiv

suksess. Når en klatremuspopulasjon har nådd toppfasen, er det ikke plass til flere kjønnsmodne hunner, noe som kan føre til at de resterende hunnene i populasjonen utsetter tidspunktet for kjønnsmodning til neste sesong (Löfgren, 1988). Klatremuspopulasjonen kan derfor starte sommersesongen med en høy reproduksjonsrate. (Andreassen et al. 2020). Dette kan være en mulig årsak til økningen i størrelse og overlevelse klatremuspopulasjonen opplevde fra juli til august 2018.

Da sommersesongen 2018 startet var fjellmarkmuspopulasjonen allerede i nedgangsfasen. Spredning av individer kan ha bidratt ytterligere til denne nedgangen. Det er vist at spredning av individer er omvendt-tetthetsavhengig for både fjellmarkmus og klatremus (Ims & Andreassen, 2005). Dette innebærer at spredningen av individer øker etterhvert som tettheten av individer avtar. Hos fjellmarkmus utgjør dominante, kjønnsmodne hanner den gruppen av individer i populasjonen som utsetter seg for høyest risiko, da de beveger seg over større områder for å forsvare eller få adgang til kjønnsmodne hunner. I kampen for å videreføre genene sine, utfører slike dominante hanner også infanticid. Denne atferden påvirker populasjonens vekstrate negativt gjennom økt dødelighet grunnet predasjon og lavere rekruttering grunnet infanticid. Populasjonens fødselsrate påvirkes også negativt som et resultat av færre kjønnsmodne hanner (Andreassen et al. 2013). Ytterligere spredning av dominante, kjønnsmodne hanner vil etterhvert påvirke populasjonens vekstrate ytterligere negativt ved at også hunndyrene begynner å spre seg. Ulik populasjonsdynamikk gjennom vinteren kan ha ført til at fjellmarkmus og klatremus hadde ulikt utgangspunkt før sommersesongen 2018, men det forklarer ikke den økte dødeligheten fjellmarkmusene opplevde frem til krasjet i oktober 2018.

Det er tidligere vist at klimatiske forhold langs en høydegradient kan ha en effekt på populasjonsdynamikken (Andreassen et al., 2020). Populasjonene i dette studiet er imidlertid innenfor et relativt lite område, så de store forskjellene i vær er det ikke.

Predasjon er en viktig faktor til økt dødelighet i smågnagerpopulasjoner i nedgangsfasen av en syklus. For markmus-arter *Microtus* er det vist at en økende grad av predasjon bidrar til kollaps i markmuspopulasjoner om sensommeren året etter toppfasen (Huitu et al., 2004). I et eksperiment, gjort her på Evenstad, fant Ims & Andreassen (2000) at predasjon fra rovfugl var den viktigste faktoren til dødeligheten hos fjellmarkmus gjennom sommerhalvåret. Rovfuglarter som har spesialisert seg på smågnagere søker raskt til områder med god tilgang på byttedyr. Rovfuglenes forsinkete numeriske respons på toppåret i 2017, kan ha ført til at

rovfuglbestandene var på sitt høyeste sommeren 2018. Dette vil ha medført et høyt predasjonstrykk på fjellmarkmuspopulasjonen og kan forklare hvorfor fjellmarkmuspopulasjonen nådde bunnfasen før klatremuspopulasjonen.

I følge optimal furasjeringsteori vil en predator som velger mellom byttedyr av ulik antall og energiinnhold, maksimere netto energiinntak per tidsenhet. Det byttedyret som til enhver tid er mest profitabelt vil foretrekkes (Hjeljord, 2008). For et rovdyr som jakter smågnagere vil en fjellmarkmus være mer attraktiv enn en klatremus da den er større og har høyere energiinnhold. Fjellmarkmusens størrelse gjør den også tregere og enklere å fange sammenlignet med klatremus. I tillegg vil fjellmarkmusens preferanser for åpne områder med gress-landskap, gjerne i tilknytning til oppdyrket mark, gjøre det lettere for rovfugl jakte på dem. Utøvelsen av moderne jordbruk kan også utsette fjellmarkmusen for høyere predasjonsrisiko sammenlignet med klatremus. Jordbrukslandskap som høstes og pløyes reduserer antall gjemmesteder for musene, noe som kan føre til høye tettheter i de få trygge områdene som er igjen (Huiti et al., 2004). Dette kan ha vært en medvirkende årsak til den økte dødeligheten av fjellmarkmus i studiet mitt. Jordene hvor M1 og M2 var lagt til ble utsatt for en relativt kraftig kantklipp sommeren 2018. Klippingen kan ha bidratt til økt eksponering av smågnagerne og økt predasjon og økt dødelighet for fjellmarkmusene. Rovfuglenes tilstedeværelse og deres preferanser for fjellmarkmus som foretrukket byttedyr kan ha ført til at klatremuspopulasjonen ikke nådde bunnfasen før i februar 2019. De fleste rovfuglartene er trekkfugler og er således ikke tilstede i vintersesongen (Ims & Andreassen, 2000). Til tross for mindre predasjon fra rovfugl, vil årsungene av snømus og røyskatt ha blitt selvstendig på sensommeren (Huiti et al., 2004). Økt predasjonstrykk fra stedeagne predatorer kan ha påvirket klatremuspopulasjonens overlevelse frem til krasjet i februar 2019.

Studien ble gjort i nedgangsfasen av en syklus, og begrenses således av manglende data på grunn av de lave populasjonstetthetene. Det kunne vært en fordel å brukt enda flere feller over et større område noe som ville gitt mer data til analysene og bidratt til bedre estimater. Det kunne nok også vært en fordel om fangststasjonene i begge habitatene fulgte det samme kryss-systemet med 16 feller pr. stasjon. Dette var det ikke plass til på jordene fangstasjonene M1 og M2 var lagt til. Fjellmarkmus foretrekker et fuktig habitat, noe vi bare har i en smal stripe på begge sider av dreneringen.

4.1 Konklusjon.

Både fjellmarkmuspopulasjonen og klatremuspopulasjonen var i toppfasen av syklusen sommersesongen før mitt studie startet. Fjellmarkmus er trolig overlegne klatremus i oppgangsfasen av en syklus, og har trolig nådd toppfasen før klatremuspopulasjonen. Økt konkurranse med et stadig høyere beitetrykk kan ha påvirket kvaliteten i beiteplantene og bidratt til at veksten i fjellmarkmuspopulasjonen opphørte før klatremuspopulasjonen. En økende grad av predasjon kan også ha ledet til lavere reproduksjon og høyere dødelighet i fjellmarkmuspopulasjonen. Dette støtter hypotesen om at det er en kombinasjon av næringsbegrensning og predasjon som driver smånagersyklusene (Korpimäki et al., 2004).

Smånagerprosjektet på Evenstad fanger mus på månedlig basis i motsetning til mange andre studier som kun fanger to ganger i året. Månedlig fangst gjør det mulig å oppdage endringer i populasjonsdynamikken på en liten skala, noe vi gjorde i denne studien. Arbeidet videre for å komme nærmere et svar på synkroniseringsspørsmålet, mener jeg det er viktig å fortsette med månedlig fangst av mus, slik at smånagerprosjektet kan bygge videre på tidsserien av månedlige fangstdata. Lange tidsserier er helt essensielt for å skape god kunnskap om populasjonsdynamikken i sykliske smånagerpopulasjoner.

5. Referanseliste.

Aars, J., & Ims, R. (2002). Intrinsic and Climatic Determinants of Population Demography: The Winter Dynamics of Tundra Voles. *Ecology*, 83(12), 3449-3456. doi:10.2307/3072093

Andreassen, H.P., Johnsen, K., Joncour, B., Neby, M. & Odden, M. (2020), Seasonality shapes the amplitude of vole population dynamics rather than generalist predators. *Oikos*, 129, 117-123. doi:10.1111/oik.06351

Andreassen, H.P., Glorvigen, P., Remy, A. & Ims, R.A. (2013). New views on how population-intrinsic and community-extrinsic processes interact during the vole population cycles. *Oikos*, 122(4), 507-515. Hentet fra: <https://doi-org.ezproxy.inn.no/10.1111/j.1600-0706.2012.00238.x>

Bergeron, J. M. & Jodoin, L. (1993). Intense grazing by voles (*Microtus pennsylvanicus*) and its effect on habitat quality. *Canadian Journal of Zoology*. 71, 1823-1830. Hentet fra: <https://doi.org/10.1139/z93-260>

Campbell, N. & Reece, J. (2005). *Biology* (7th ed.). San Francisco, Calif: Pearson, Benjamin Cummings.

Collett, R. (1912). *Norges pattedyr*. Oslo: Aschehoug.

Ehrich, D., Yoccoz, N., & Ims, R.A. (2009). Multi-Annual Density Fluctuations and Habitat Size Enhance Genetic Variability in Two Northern Voles. *Oikos*, 118(10), 1441-1452. Hentet fra: www.jstor.org/stable/27759752

Elton, C. S. (1924). Periodic fluctuations in the number of animals: their causes and effects. *British Journal of Experimental biology*, 2, 119-163.

Frafjord, Karl. (2018, 14. juni). fjellmarkmus. I Store norske leksikon. Hentet 9. mars 2020 fra <https://snl.no/fjellmarkmus>

Frafjord, Karl. (2019, 28. februar). klatremus. I Store norske leksikon. Hentet 9. mars 2020 fra <https://snl.no/klatremus>

Glorvigen, P., Gundersen, G., Andreassen, H., & Ims, R.A. (2013). The role of colonization in the dynamics of patchy populations of a cyclic vole species. *Oecologia*, 173(1), 161-167. Hentet fra: www.jstor.org/stable/24033480

Green, T. R. & Ryan, C. A. (1972). Wound-induced proteinase- inhibitors in plant leaves: A possible defense mechanism against insects. *Science* 175, 776-777. doi:10.1126/science.175.4023.776

Hansen, T., Stenseth, N., Henttonen, H., & Tost, J. (1999). Interspecific and Intraspecific Competition as Causes of Direct and Delayed Density Dependence in a Fluctuating Vole Population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(3), 986-991.
Hentet fra: www.jstor.org/stable/46931

Hansson, L., & Henttonen, H. (1985). Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia*, 67(3), 394-402.
Hentet fra: www.jstor.org/stable/4217749

Hjeljord, O. (2008). *Viltet: Biologi og forvaltning*. Oslo: Tun Forlag.

Holling, C. S. (1959). The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist*. 91(5), 293-32.
Hentet fra:
https://pdfs.semanticscholar.org/8a0f/d62bc5866863e1666d2cf35d73d32625dabe.pdf?_ga=2.170408679.695447019.1586091949-1055751128.1586091949

Huitu, O., Laaksonen, J., Norrdahl, K. & Korpimäki, E. (2005). Spatial synchrony in vole population fluctuations - a field experiment. *Oikos*, 109(3), 583-593.
Hentet fra: www.jstor.org/stable/3548525

Huitu, O., Norrdahl, K. & Korpimäki, E. (2004). Competition, Predation and Interspecific synchrony in Cyclic Small Mammal Communities. *Ecography*, 27(2), 197-206.
Hentet fra: www.jstor.org/stable/3683831

Ims, R. A. & Andreassen, H. P. (2000). Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. *Nature*, 408(6809), 194-196.
Hentet fra:
<http://web.a.ebscohost.com.ezproxy.inn.no/ehost/pdfviewer/pdfviewer?vid=1&sid=c634a333-ecfe-4304-bb8f-3c533d0dd728%40sessionmgr4007>

Kobo collect (2019). Kobo collect (Versjon 1.25.1.) [App].
Hentet fra: https://play.google.com/store/apps/details?id=org.koboc.collect.android&hl=en_US

Korpimäki, E., Brown, P. R., Jacob, J., & Pech, R. P. (2004). The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *Bioscience*, 54(12), 1071-1079.
doi: 10.1641/0006-3568(2004)054[1071:Tpopca]2.0.Co;2

Korpimäki, E., & Norrdahl, K. (1998). Experimental Reduction of Predators Reverses the Crash Phase of Small-Rodent Cycles. *Ecology*, 79(7), 2448-2455. doi:10.2307/176834

Krebs, C., J. (1966). Demographic changes in Fluctuating Populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs*, 36(3), 239-273.

Hentet fra: <https://jstor.org/stable/1942418>

Krebs, C., J. (2013). *Population Fluctuations in Rodents*. Chicago, University of Chicago Illinois.

Krebs, C., J. (1999). *Ecological methodology (2nd ed.)*. Menlo Park: Benjamin/Cummings.

Krebs, C. J., Kenney, A. J., Gilbert, S., Danell, K., Angerbjörn, A., Erlinge, S., Bromley, R. G., Shank, C., & Carriere, S. (2002). Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, 80(8), 1323–1333.

Hentet fra: <https://doi-org.ezproxy.inn.no/10.1139/Z02-120>

Lee, Aline Magdalena & Østbye, Eivind. (2018). Lemenår. I Store norske leksikon. Hentet fra: <https://snl.no/lemen%C3%A5r> 27. februar 2020.

Löfgren, O. (1998). Do intrinsic or extrinsic factors limit reproduction in cyclic populations of *Clethrionomys glareolus* and *C. rufocanus*? *Holarctic Ecology*, 12(1), 54-59.

Hentet fra: www.jstor.org/stable/3682494

Myers, J., & Krebs, C. (1974). Population Cycles in Rodents. *Scientific American*, 230(6), 38-47.

Hentet fra: www.jstor.org/stable/24950096

Seldal, T., Andersen, K. J., & Hogstedt, G. (1994). Grazing-induced proteinase-inhibitors – A possible cause for lemming population-cycles. *Oikos*, 70(1), 3-11.

doi: 10.2307/3545692

Selås, V. (1997). Cyclic Population Fluctuations of Herbivores as an Effect of cyclic Seed Cropping of Plants: The Mast Depression Hypothesis. *Oikos*, 80(2), 257-268.

doi: 10.2307/3546594

Soininen, E. M., Ravolainen, V. T., Brathen, K. A., Yoccoz, N. G., Gielly, L., & Ims, R. A. (2013). Arctic Small Rodents Have Diverse Diets and Flexible Food Selection. *PLOS ONE*, 8(6).

doi:10.1371/journal.pone.0068128

Steen, H., Ims, R. A., & Sonnerud, G. A. (1996). Spatial and temporal patterns of small-rodent population dynamics at a regional scale. *Ecology*, 77(8), 2365-2372.

doi: 10.2307/2265738

Stenseth, N., C. (1999). Population Cycles in Voles and Lemmings: Density Dependence and Phase Dependence in a Stochastic World. *Oikos*, 87(3), 427-461.

doi:10.2307/3546809

Wegge, P. & Rolstad, J. (2018). Cyclic small rodents in boreal forests and the effects of even-aged forest management: Patterns and predictions from a long-term study in southeastern Norway. *Forest Ecology and management*, 422, 79-86. doi: 10.1016/j.foreco.2018.04.011

White, G.C. & Burnham, A.B. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, 120–138.